Bull. Ecol., t. 17, 1, p. 1-9

APPORT DE LA PÉDOLOGIE À L'ÉTUDE DES ÉCOSYSTÈMES

par Philippe DUCHAUFOUR et François TOUTAIN*

Centre de Pédologie Biologique
17, rue Notre Dame des Pauvres, B.P. 5 — 54501 VANDOEUVRE-LES-NANCY Cédex

MOTS-CLÉS : Pédologie - Écosystèmes - Pédogénèse - Humification - Type d'humus - Végétation - Organismes édaphiques -Interactions.

KEY-WORDS : Pedology - Ecosystems - Pedogenesis - Humus formation - Humus types - Vegetation - Edaphic organisms - Interactions.

RÉSUMÉ
(article de synthèse)

Dans une première partie sont tout d'abord rappelées les relations entre sol et végétation à l'échelle zonale et à celle des stations. A l'échelle de l'écosystème, ensuite, sont approfondies les relations entre milieu, sol et végétation, relations qui s'expriment en particulier dans la structure des humus. Enfin, l'importance des interactions entre les plantes, la fraction minérale et les organismes édaphiques dans l'orientation de l'humification est mise en relief.

SUMMARY
(Subject review article)

Pedology and ecosystems studies

Relations between soil and vegetation are first reviewed, at the zonal and the local scales. Then are considered, at the ecosystem level, the relations between the environment, the soil and the vegetation : they are revealed by the humus type. Lastly, the importance of interactions between plants, mineral components of the soil and edaphic organisms are pointed out.

I — LES ÉCOSYSTÈMES : ZONALITÉ ET FACTEURS DE STATIONS

Trop souvent négligé dans l'étude des écosystèmes, le sol en constitue cependant une composante fondamentale ; il fournit aux plantes l'eau et les éléments nutritifs, il héberge une faune et une microflore actives, en un mot il représente le point de rencontre entre le monde vivant et le monde minéral, il reflète donc intégralement l'environnement ; le but de cet article est précisément de montrer qu'il n'est pas possible de comprendre le fonctionnement des écosystèmes sans faire appel aux données de la pédologie.

Les relations étroites qui existent entre la végétation et le sol ont été mises en évidence, depuis un siècle environ à l'échelle mondiale, par l'étude des «zones climatiques» de végétation et de sol effectuée par l'École russe ; plus récemment au contraire, les écologistes forestiers se sont orientés vers la cartographie à grande échelle, considérée désormais comme le prélude indispensable à l'aménagement de grands massifs forestiers : on définit ainsi la «station» décrite comme «paysage végétal homogène», véritable unité écologique caractérisée par l'étroite corrélation existant entre le milieu, le sol et la végétation ; il existe donc une parenté étroite entre la notion **d'écosystème** des écologistes et celle de **station** des forestiers.

* Reçu le 27 juin 1985, accepté le 23 juillet 1985.

On peut donc affirmer que, dans un secteur climatique déterminé, la végétation reflète les propriétés du sol qui la conditionnent donc en grande partie : ceci est bien connu, les écologistes et les phytosociologues ayant depuis longtemps défini soit des associations végétales, soit des «groupes écologiques», qui donnent des indications précises sur les propriétés du sol. Ce qu'on sait moins, par contre, c'est que, réciproquement, la végétation agit sur l'évolution du sol, donc oriente la «pédogénèse» : c'est surtout par le jeu du **cycle biogéochimique** que des éléments nutritifs puisés en profondeur sont ramenés en surface par la végétation au sein des litières et par le processus **d'humification** de ces litières, que la végétation influence l'évolution du sol ; pour cette raison, il sera largement question de ces deux processus fondamentaux dans cet article.

L'intérêt majeur de la pédologie consiste précisément à montrer que le sol n'est pas un milieu stable et inerte, mais qu'il se forme aux dépens d'un «matériau» minéral, et évolue jusqu'à ce qu'il atteigne un état d'équilibre avec le milieu extérieur d'une part, la végétation d'autre part : cet état d'équilibre appelé souvent «climax» est donc un concept valable aussi bien pour le sol que pour la végétation qui le caractérise. Les recherches portant en pédologie sur les étapes de l'évolution parallèle du sol et de la végétation conduisant à cet état d'équilibre offrent donc un intérêt particulier, car elles permettent de mettre en évidence les interactions qui existent entre les deux.

Deux exemples précis concernant la colonisation d'un matériau minéral «neuf» par la végétation, pris l'un à l'étage subalpin dans les Alpes, l'autre dans les plaines de la moitié

nord de l'Europe, illustreront bien ce phénomène de l'évolution parallèle du sol et de la végétation.

A l'étage subalpin, les études ont porté sur les étapes de la colonisation des moraines progressivement découvertes par le recul des glaces, en Suisse et en France (LUDI, 1945 ; PATERNOSTER, 1981). La végétation pionnière a base de mousses et de graminées s'installe sur un «lithosol» un peu calcaire (pH 7) ; les *Vaccinium* sur ranker à moder déjà acide lui succèdent d'abord, puis les Rhododendrons sur un sol fortement acidifié à tendance podzolique ; l'équilibre atteint vers 3.000 à 4.000 ans, est représenté par la forêt résineuse (Pin Cembro, Epicea) à Rhododendron, sur podzol bien développé à mor (humus brut) très épais.

Dans les plaines de France et d'Allemagne, une succession analogue a été étudiée concernant la colonisation et l'évolution pédogénétique des alluvions argilo-calcaires (SCHEFFER *et al.*, 1962 et SCHRODER et ZAKOSEK, 1981). On observe la colonisation par une pelouse puis par des arbustes calcicoles («fruticée») enfin par une forêt, d'abord constituée d'espèces calcicoles, mais qui évolue peu à peu vers une forêt climax, qu'on rencontre également sur d'autres affleurements géologiques non calcaires, et qui est composée d'espèces plus indifférentes au point de vue pH (Chênaie — Hêtraie atlantique). En ce qui concerne le sol, il y a d'abord formation d'un humus carbonaté épais et foncé (**rendzine**), puis décarbonisation de plus en plus poussée, engendrant un sol brun calcaire, puis un sol calcique ; le mull forestier s'acidifie légèrement, il devient plus superficiel, car la vitesse de sa décomposition s'accélère ; sous son influence un lessivage modéré de l'argile intervient : l'état d'équilibre (climax du sol) est représenté par un **sol brun lessivé**, l'ensemble de l'évolution se déroulant d'après les estimations effectuées par divers auteurs, en 10.000 ans environ.

La confrontation de ces deux exemples est particulièrement significative et riche d'enseignements : on notera que le profil d'équilibre, terme de l'évolution, est relativement indépendant de la composition du matériau puisque dans les deux cas on observe une acidification du profil, forte dans le premier cas, modérée dans le second ; par contre il est en relation étroite avec les facteurs bioclimatiques, la formation d'un «mor» et la podzolisation caractérisant l'étage subalpin, celle d'un «mull» biologiquement actif accompagné d'une «brunification» et d'un «lessivage» de l'argile, s'observant dans les plaines de l'Europe septentrionale ; en outre, une étude plus fine permet de mettre en relief le rôle capital de **l'humus** dans les deux exemples cités ; le mor subalpin très acide est la résultante de l'action combinée des basses températures et de la litière d'Ericacées «acidifiante» ; il se comporte en agent actif de la podzolisation, car il émet des composés solubles «agressifs» à l'égard des constituants minéraux. Au contraire la litière de Chêne, en climat de plaine plus tempéré, se décompose rapidement et engendre un «mull» peu acide et biologiquement actif : il préside au processus de brunification accompagné d'un lessivage modéré de l'argile.

On peut ainsi déduire de cette comparaison l'influence prédominante des facteurs bioclimatiques, lorsqu'ils sont très tranchés, si on les compare à celle des facteurs locaux de «station» en particulier à celle de la nature du matériau minéral : on constate en effet que, sur des affleurements géologiques de nature différente, l'humification et l'évolution pédogénétique des horizons de surface sous une végétation climatique identique sont très semblables : ceci a permis à PALLMANN *et al.* (1949) de définir les **sols analogues**, formés sous une même végétation climatique et sur matériau différent : par exemple, le podzol subalpin sous lande à Rhododendrons se rencontre aussi bien sur moraine calcaire que sur matériau silicaté : c'est cette notion fondamentale de **convergence de l'humification et de la pédogénèse sur matériaux différents**, qui a permis à l'École russe de définir les **zones** de végétation (et plus récemment les **étages** en montagne), caractérisées par une évolution climatique déterminée, seule cartographiable aux petites échelles. Par contre, cette notion de végétation et de sol zonaux s'efface complètement lorsqu'il s'agit d'études très détaillées effectuées à l'intérieur d'une zone climatique donnée, aboutissant à une cartographie à grande échelle : les **conditions locales de station sont alors mises en vedette**; des facteurs du milieu tels que le relief, la composition du matériau minéral, l'économie de l'eau (perméabilité, présence de nappes). jouent un rôle fondamental, et induisent, par rapport à l'évolution climatique, **une divergence de l'humification et de la pédogenèse**, de même que les associations végétales se diversifient par rapport aux associations climatiques et reflètent plus étroitement les conditions locales de la station (associations spécialisées de FAVARGER, 1956, par exemple : végétation de marais, de tourbière, fruticée calcicole sur rendzines calcaires sèches etc...). Par ailleurs, même lorsque l'orientation générale de l'évolution climatique zonale est conservée, les facteurs de station interviennent fréquemment pour ralentir ou accélérer localement la pédogenèse, ou pour conférer aux horizons minéraux profonds des caractères particuliers : c'est ainsi qu'on trouvera des sols peu évolués sur roche dure ou au contraire sur roche tendre facilement érodée, des sols dits «polycycliques» lorsqu'un «paléosol», formé sous un climat antérieur plus chaud (souvent rubéfié), sert de matériau d'origine à un sol récent. Enfin une place importante doit être réservée à l'Homme, qui modifie de façon spectaculaire les équilibres sol - végétation, soit de façon brutale par la mise en culture (**création d'agrosystèmes**, soit d'une manière progressive par modification de la végétation climax : ainsi la destruction de la forêt primitive sur les affleurements sableux de l'Ouest de la France, effectuée au cours des périodes historiques, a provoqué l'extension des **landes à bruyères**, végétation «acidifiante», créatrice d'un mor très acide qui a engendré à son tour, la podzolisation ; ces podzols dits «secondaires» sont morphologiquement différents des podzols climatiques, tels que le podzol subalpin : il s'agit d'un processus de **dégradation anthropique**. L'ensemble de ces processus particuliers, liés d'une part aux facteurs de station, d'autre part à l'action de l'Homme, explique l'extrême complexité des cartes pédologiques à grande échelle qui n'ont plus qu'un lointain rapport avec les cartes des zones climatiques.

Au terme de ce paragraphe, une conclusion s'impose : quel que soit le type d'équilibre sol - végétation que l'on envisage, **climatique** ou (zonal), **stationnel**, ou enfin **anthropique**, l'humus joue un rôle de premier plan, dans la mesure où il exprime l'action de la végétation sur le sol et oriente aussi la pédogenèse : c'est l'intermédiaire indispensable entre le sol et la végétation, ce qui s'exprime par la trilogie : **végétation → humus → sol**. Donc toute modification de végétation d'un écosystème donné, qu'elle soit naturelle ou artificielle, induit d'abord une transformation de l'humus et ensuite celle du sol. Mais l'effet n'est pas immédiat, il existe de véritables temps de latence de quelques années en ce qui concerne l'humus et de quelques siècles en ce qui concerne le sol : cela explique l'existence de défauts apparents de concordance dans la trilogie précédemment citée.

II — ÉTUDE DES STATIONS : RELATIONS MILIEU - SOL - VÉGÉTATION

La cartographie des stations effectuée à grande échelle en vue de l'aménagement de grands massifs forestiers est une des méthodes les plus démonstratives permettant de mettre en relief les relations milieu - sol - végétation.

Mise en oeuvre il y a environ trente ans, par la station de recherches forestières de Nancy pour l'aménagement des forêts de l'Est (DUCHAUFOUR et MILLISCHER, 1954 ;

DUCHAUFOUR *et al.*, 1958 ; JACAMON et MORMICHE, 1958 ; DUCHAUFOUR *et al.*, 1961 ; BIDAULT *et al.*, 1980), cette méthode, légèrement modifiée, a été reprise récemment par l'IDF et la Direction des Forêts, en vue de l'établissement de «catalogues de stations» régionaux (BECKER *et al.*, 1980 ; BRETHES, 1984) ; en outre, des travaux de cartographie à grande échelle sont en cours dans les forêts de l'Ile de France, particulièrement celles du secteur ouest (Marly, St. Germain).

L'ensemble de ces travaux a permis de montrer l'efficacité de cette méthode ; les corrélations entre le peuplement forestier, les groupements végétaux et le sol apparaissent avec évidence, à une condition toutefois, que le type de forêt étudié soit aussi proche que possible des forêts naturelles, ce qui n'est jamais parfaitement le cas, même pour les futaies les mieux entretenues ; les forêts traitées en taillis à courte révolution, ou celles qui ont été fortement dégradées par l'Homme, ne sont pas justiciables de cette méthode ; mais, même si les dégradations d'origine anthropique se sont fait sentir durement dans certaines forêts devenues chasse royale au 17ème siècle (forêt de Marly par exemple), la protection intervenue à partir de cette époque, puis la soumission au régime forestier, ont permis de reconstituer une forêt voisine du climax : certaines anomalies sont encore constatées, mais elles peuvent être aisément expliquées par la connaissance complète de l'histoire de la forêt qui a été rendue possible par la permanence des archives : l'étude des anomalies faite dans ces conditions facilite même les interprétations.

Comme cela a été souligné dans le paragraphe précédent, on constate que le «type d'humus» est en relation avec le milieu et la végétation d'une part, le processus de pédogenèse (au moins au sommet du profil) d'autre part : les recherches effectuées ont montré que la composition du matériau minéral, liée en partie à l'économie de l'eau, joue le rôle le plus important dans le déterminisme du type d'humus, la composition des litières («améliorante» ou «acidifiante»), ne jouant qu'un rôle secondaire susceptible d'atténuer ou au contraire de renforcer l'action du milieu extérieur (TOUTAIN et VEDY, 1975).

On peut résumer brièvement les caractères des principaux types d'humus forestiers d'après leur morphologie : la vitesse de la décomposition des litières se traduisant par la présence ou l'absence d'un horizon Ao superposé au sol minéral (caractéristique des moder ou des mor) ; la formation d'agrégats organo-minéraux stables, indice d'une bonne incorporation de la matière organique à la matière minérale (caractéristique des «**mull**» actifs) ; l'épaisseur et la teneur en matière organique des horizons mixtes A_1, en relation avec la rapidité du «turnover» (renouvellement de cette matière organique sont les critères habituellement utilisés pour classer les humus.

La figure 1 montre les caractères morphologiques des cinq types d'humus les plus caractéristiques des sols forestiers, formés en milieu aéré et drainé.

□ **Le mull forestier**, modérément acide (pH 5 à 6), offre un horizon A_1 bien structuré, mais peu épais et peu coloré ce qui indique un «turnover» rapide. Il caractérise les matériaux suffisamment riches en argile (sans excès), et en cations (calcium, fer libre), et bien drainés. Il engendre le processus de «brunification» caractérisé par la formation d'agrégats «argile - fer - humus» ; il n'est pas incompatible avec un entraînement modéré de l'argile appelé «lessivage», sur les matériaux limoneux (**sols bruns lessivés**).

□ **Le mull carbonaté**, formé en milieu riche en calcaire fin dit «actif» ; le calcaire ralentit le «turnover» de la matière organique et bloque l'humification à un stade précoce ; la forte activité des lombrics provoque la formation d'une structure en gros grumeaux stables à base d'association argile - humus - calcaire ; le pH est supérieur à 7. Le profil, relativement simple (type A_1C) se réduit à un horizon humifère épais et foncé reposant directement sur le matériau calcaire (rendzine) ; lorsque la décarbonatation intervient en surface, l'humus se transforme en «mull calcique» (non acide), caractérisant un sol de transition vers le sol brun (**sol brun calcaire**).

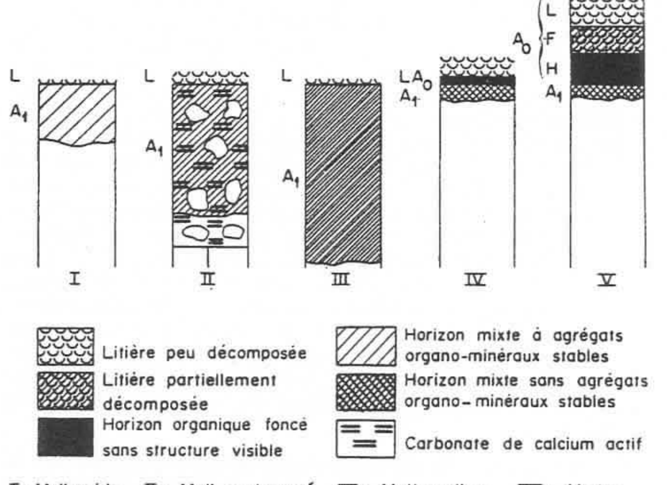


FIG. 1. — Morphologie des principaux types d'humus forestiers tempérés (milieu aéré).

□ **Le mull andique**, est un humus actif formé sur cendres volcaniques (donc absent du bassin parisien), caractérisé par un turnover très lent et la présence d'agrégats fins très foncés et très humifères de type allophane - humus (andosols).

□ **Le mor**, très acide, caractérisé par la décomposition très lente des litières s'observe généralement sous une végétation acidifiante d'Ericacées (Bruyères) ou de résineux, sur des matériaux sableux ; l'horizon A_o formé de trois couches, L (litière), F (couche de fragmentation), H (humifiée, en fait, formée de boulettes fécales et de débris très fins), est très épais et dépasse 5 cm.

Le mor est un agent actif de la podzolisation qui décolore et appauvrit en tous éléments l'ensemble des horizons supérieurs (horizons A_2 «cendreux») ; les composés organiques solubles agressifs qui en émanent provoquent une dégradation interne des éléments minéraux accompagnée de la formation de complexes mobiles à base de fer et d'aluminium qui sont entraînés en profondeur : il se forme un horizon d'accumulation de couleur foncée et souvent durci (alios).

□ **Le moder** peut être considéré comme un mor atténué, l'horizon A_o étant moins épais, à limite inférieure moins tranchée ; il est généralement formé sous forêt feuillue (chênes, hêtres, chataîgniers), sur sables pauvres en argile et en oxyde de fer. Il provoque une podzolisation modérée (sol podzolique sur sable ou sol ocreux sur matériau sablo-limoneux).

D'autres humus caractérisant les milieux «hydromorphes» rendus asphyxiants par excès d'eau : les **tourbes** sont bien connues ; l'**anmoor**, également à caractère tourbeux, est plus humifié que la tourbe en raison de l'existence de courtes phases d'aérobiose, pendant laquelle les lombrics ont une activité importante quoiqu'éphémère. Signalons aussi que les forestiers écologistes distinguent même dans les milieux relativement aérés des «sous-types» d'humus liés à un «pédoclimat» humide ou sec, qui est précisé à l'aide d'un préfixe : hydromull, hydromor, xéromor, etc.

Comme cela a déjà été souligné, le profil pédologique et

surtout le type d'humus rendent compte aux yeux de l'observateur de la composition du peuplement forestier, ainsi que de celle des strates arbustives et herbacées ; d'autre part, une fois les corrélations bien établies, ce sont ces dernières qui, à leur tour, vont guider le cartographe en lui permettant de préciser rapidement la nature et les limites des stations : en particulier, des «groupes écologiques» d'espèces végétales présentant une même affinité à l'égard de l'humus et du sol peuvent être définis ; on les classe généralement en fonction de la teneur en calcium, donc du pH qui est effectivement un élément déterminant ; calcicoles, neutrophiles, acidiphiles, etc... Mais cette classification en fonction du pH, n'est, en fait, pas satisfaisante, car les divers groupes écologiques concernés sont aussi liés aux facteurs de nutrition, notamment en azote et en phosphore, qui caractérisent chaque type d'humus : lorsqu'on classe les groupes écologiques en fonction des types d'humus, mor, moder, mull mésotrophe, mull carbonaté ou calcique, on obtient des corrélations beaucoup plus valables.

Par ailleurs s'il est certain que le type d'humus est en relation avec les propriétés des horizons de surface, il ne reflète pas toujours de façon parfaite les propriétés des horizons minéraux profonds, notamment en ce qui concerne leur rôle dans l'économie de l'eau : or ces horizons minéraux offrent une capacité très variable de garder des réserves d'eau en saison sèche, certains retiennent une «nappe temporaire» en saison humide (**pseudogley**), ou même une «nappe permanente», plus ou moins profonde alimentée souterrainement (**gley**). Or le cortège floristique se montre plus sensible aux variations de profil hydrique que le type d'humus : il est alors possible de classer les groupes en **xérophiles, mésophiles, hydrophiles**.

Ainsi les Chênaies à mull calcaire (ou calcique), se subdivisent en type **xérophile** , **mésophile** , **hydrophile** ... etc. Les Chênaies à mull mésotrophe (pH 5 à 6) sont classées en mésophiles et hygrophiles. Enfin il conviendra de distinguer trois types de Chênaies acidiphiles à moder : xérophile, mésophile, hygrophile, etc.

Le tableau I donne à titre d'exemple la liste, non exhaustive, des stations les plus caractéristiques des forêts de l'Ouest parisien, étant entendu qu'il existe de nombreux types de transition qui sont décrits et classés par comparaison avec ces types principaux.

En conclusion, on peut affirmer que l'intérêt de cette méthode d'étude des stations est triple :

1 — Sur le terrain, elle facilite le travail du cartographe.

2 — Sur le plan scientifique, elle renseigne l'écologiste sur le fonctionnement des écosystèmes.

3 — Sur le plan pratique, elle donne au sylviculteur de précieuses indications sur la fertilité des stations, les conditions de nutrition des peuplements et les moyens de les améliorer.

TABLEAU I

Types d'humus, de sols et de groupes écologiques des stations forestières les plus caractéristiques de l'Ouest parisien

Type de forêt	Géomorphologie et Matériau d'origine	Type d'humus	Sol	Groupes écologiques
Pré-bois, Fruticée xérophile (Chêne pubescent)	Calcaires superficiels (pentes ou colluviums)	Mull carbonaté	Rendzine (Pararendzine)	— Arbustes calcicoles — Pelouse à *Brachypodium pinnatum*
Chênaie neutrophile à Erable champêtre (Chêne pédonculé)	Calcaires marneux	Mull calcique	Sol brun calcaire	neutrophiles (*Mercurialis perennis*)
Chênaie - Hêtraie mésophile (à Charme) (Chêne rouvre dominant)	Limons loessiques épais de plateaux	Mull mésotrophe	Sol brun lessivé	Caractéristiques du mull forestier mésotrophe (*Melica uniflora, Lamium galeobdolon*)
Chênaie acidiphile à Bouleau verruqueux et Châtaignier	Matériaux variés : argile à meulière Colluvium limono-sableux	Mull-moder ou moder	Sol ocreux ou sol podzolique	Caractéristiques du moder (*Pteridium aquilinum, Deschampsia flexuosa*)
Chênaie dégradée xérophile à Bruyères	Sables stampiens	Moder ou Mor	Sol podzolique	Caractéristiques du moder ou mor sec (*Erica cinerea, Carex pilulifera*)
Chênaie dégradée hygrophile à Tremble et bouleau pubescent	Colluvium de sables stampiens sur marnes vertes	Hydromoder	Sol podzolique à pseudogley	Hydrophiles acidiphiles (*Molinia coerulea, Rhamnus frangula*)
Chênaie - Frênaie (Chêne pédonculé)	Limons loessiques de bas de pente (sur marnes)	Hydromull actif	Sol brun lessivé à gley profond	Caractéristiques de l'Hydromull (*Carex pendula, Ficaria ranunculoïdes*)
Aulnaie - Frênaie	Colluvium fin sur marnes vertes des dépressions	Anmoor (ou hydromull)	Gley humifère	Hydrophiles (Grands Carex et *Phalaris arundinacea*)

III — HUMIFICATION ET INTERACTIONS PLANTES - MINÉRAL - ORGANISMES

1 — *COMPARAISON DE DEUX TYPES D'HUMIFICATION EN MILIEU TEMPÉRÉ : BRUNIFICATION ET PODZOLISATION*

La cartographie des stations a mis en évidence l'existence de stations dans lesquelles on constate qu'un même matériel foliaire tombé sur le sol (feuilles de hêtre ou de chêne par exemple) peut subir des évolutions aboutissant à des types d'humification tout à fait différents. De tels exemples sont bien connus des forestiers et nous avons étudié ainsi (TOUTAIN, 1974) deux stations voisines situées sur grès rhétien (lias inférieur) près de Château-Salins dans l'Est de la France. Il s'agit de deux hêtraies d'une centaine d'années situées à 6 km l'une de l'autre et soumises au climat de la plaine lorraine (type océanique marqué par des influences continentales nettes) avec une pluviométrie annuelle de l'ordre de 750 mm, répartie sur 150 jours et une température moyenne de 9°.

L'une de ces stations (dans le bois de Ste Marie) présente (photo 1) un sol brun acide à mull (horizon A_1 0-10 cm avec un taux de matière organique de 4 %, un rapport C/N de 11, un pH de 4,7 ; horizon A_1 (B) 10-40 cm ; horizon (B) 40-60 cm sur un horizon C de grès rhétien à 7 % d'argile). L'autre station (station de Bezange) (photo 2), un podzol à moder (horizon A_1 0-6 cm avec un taux de matière organique de 6 %, un rapport C/N de 16, un pH de 3,5 ; horizon A_2 6-30 cm, blanchi à 0,6 % de matière organique ; horizon Bh à 1,4 % de matière organique 30-35 cm ; horizon Bs 35-55 cm sur un horizon de grès rhétien à 6 % d'argile). La morphologie des humus des deux stations est visible sur la photo 3. Les retombées annuelles de litières dans ces deux stations ne sont significativement différentes ni en quantité (5 t. environ/-ha/an) ni en qualité (rapport C/N de 40 dans la station à mull avec une teneur en Ca de 1,2 % ; C/N de 45 dans la station à moder et teneur en Ca de 1,0 %).

Il y a donc entre ces deux stations, situées sur grès rhétien et qui reçoivent chaque année au mois de novembre des retombées végétales de même qualité, une divergence d'humification tout à fait remarquable qui, d'après nos études, ne se manifeste qu'à partir du moment où les débris foliaires sont en contact avec la matière minérale des deux stations. En effet alors que les deux premières années les pertes de poids sont du même ordre de grandeur (40 % environ la première année et 10 % la seconde année dans les deux stations) on assiste dans les litières de deux ans à une brutale divergence entre les deux stations en ce qui concerne les phénomènes de biodégradation des feuilles : disparition quasi totale au cours de l'hiver et du printemps des restes foliaires dans le mull et perte de poids de quelques % seulement dans le moder.

Les horizons A_1 de chacune de ces stations ont une morphologie différente : la structure est finement grumeleuse dans le mull, elle est quasi inexistante dans le moder où l'on observe une simple juxtaposition de matériel foliaire finement broyé et de grains de quartz. Les études de caractérisation de la matière organique de ces sols montrent que dans l'horizon A_1 du moder, la matière organique est surtout constituée de débris végétaux peu transformés (80 % environ du carbone total) et d'une quantité faible de matière organique humifiée alors que dans l'horizon A_1 du mull il y a peu de fragments végétaux et un taux de carbone humifié cinq fois plus abondant que dans le moder. Les taux de minéralisation du carbone et de l'azote de l'horizon A_1 du sol brun à mull sont deux à trois fois supérieurs à ceux de l'horizon correspondant du podzol à moder. La matière organique soluble qui percole dans ces sols présente aussi une évolution différente (cf. fig. 2) : dans le sol brun, la matière organique issue des percolats de litière s'insolubilise quasi instantanément au contact des minéraux phylliteux et des composés amorphes à base de fer et d'aluminium (oxyhydroxydes) de l'horizon A_1

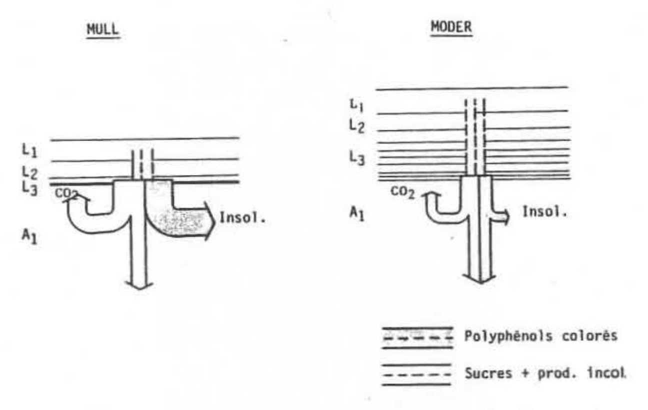


FIG. 2. — Représentation schématique de l'évolution de la fraction organique hydrosoluble dans le mull et dans le moder.

alors que dans le podzol, ces composés s'infiltrent en profondeur sans être insolubilisés et entraînent par complexation le fer et l'aluminium des horizons traversés.

Cette insolubilisation précoce des percolats de litière au niveau de l'horizon A_1 du sol brun et aussi l'intense minéralisation de la matière organique à ce niveau par les microorganismes expliquent l'importance des phénomènes dits de **mobilisation biologique** (cf. fig. 3) qui existent dans ce type de sol et qui se manifestent par des concentrations nettement plus fortes en certains éléments dans les horizons de surface (éléments d'origine biologique comme K, Ca, Mg, Mn et éventuellement Si) assurant une alimentation particulièrement favorable à toutes les plantes qui croissent dans ces milieux.

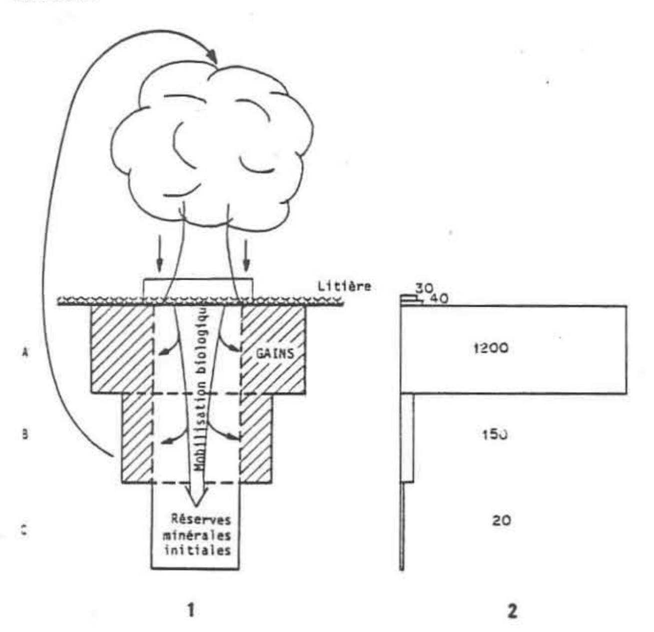


FIG. 3. — Cycles biogéochimiques : **1.** Représentation schématique de la mobilisation biologique d'un élément. **2.** Répartition du calcium dans le sol brun acide à mull de la station de Sainte-Marie (chiffres exprimés en kg/ha) (TOUTAIN, 1974).

Les études micromorphologiques sur lames d'humus observées au microscope optique mettent en évidence une activité très forte des champignons de la pourriture blanche au

Photo 1 ← Photo 2 →

Photo 3 ←

Photo 4 ← Photo 5 →

Photo 6 ←

Photo 1 : Sol brun acide à mull (Station de Sainte-Marie) — **Photo 2 :** Podzol à moder (Station de Bezange) — **Photo 3 :** Détail des humus (à gauche mull acide, à droite moder) — **Photo 4 :** Pigments bruns (pb) à l'intérieur d'une cellule du parenchyme d'une feuille brune de hêtre (observation faite au microscope électronique à transmission MET) — **Photo 5 :** Lyse fongique des pigments bruns d'une cellule du parenchyme d'une feuille brune de hêtre (fm = filament mycélien) (MET) — **Photo 6 :** Agrégat biologique constitué de bactéries (B) entourées de polysaccharides (p) sur lesquels se sont déposés des éléments phylliteux (ph) pendant le transit dans le tube digestif du ver de terre *Nicodrilus velox* (MET).

niveau des litières anciennes dans la station à mull et une accumulation de boulettes fécales d'Enchytraeides et de microarthropodes dans les litières et dans l'horizon A_1 du moder.

L'étude qui a été menée dans ces stations montre que la divergence d'évolution pédologique de ces deux sols est en relation avec un seul facteur : la teneur en fer du grès rhétien dans ces stations (1 % dans le cas du sol brun, 0,5 % dans le cas du podzol). Les caractéristiques physico-chimiques de la roche-mère orientent l'humification en favorisant la présence et l'activité de tel ou tel type d'organismes vivants plutôt que tel autre et nous allons voir comment.

2 — *INTERACTIONS PLANTES-MINÉRAL-ORGANISMES DU SOL*

C'est WITTICH (1961) qui a défini dans les milieux forestiers la notion d'**espèces améliorantes** (aune, charme, robinier, orme, frêne et graminées dont les feuilles ont une teneur élevée en azote) et d'**espèces acidifiantes** (callune et la plupart des Résineux à feuilles pauvres en azote). Les premières se rencontrent généralement dans des stations à mull sur sols bruns, les espèces acidifiantes bien souvent dans des stations à moder ou à mor sur sols podzoliques. BERTHELIN (1976) a montré qu'au niveau même de la rhizosphère les phénomènes d'altération dans le sol dépendaient fortement du type de végétation.

Mais il existe aussi des espèces (hêtre ou chêne par exemple), comme nous venons de le voir, qui peuvent donner naissance à des types d'humus qui varient selon les caractéristiques physico-chimiques de la roche-mère, mettant ainsi en relief l'interdépendance des facteurs plantes — milieu minéral — organismes du sol.

Une feuille ou une aiguille de couleur brune qui tombe sur le sol est constituée de produits plus ou moins faciles à transformer par les organismes du sol. Parmi les composés difficilement biodégradables contenus par exemple dans une feuille de hêtre, la lignine est très minoritaire (5 à 10 % du poids de la feuille) mais les pigments bruns qui colorent la feuille en brun et qui prennent naissance au moment de la mort des cellules représentent un quart du poids de la feuille et 60 % de l'azote total de la feuille (cf. photo 4). Les observations micromorphologiques que nous avons pu faire sur lames d'humus montrent, à ce jour, qu'en climat tempéré il n'existe que deux types d'organismes capables de transformer ces pigments bruns : les **champignons de la pourriture blanche** et les **vers de terre anéciques**. Les filaments mycéliens des champignons de la pourriture blanche peuvent en effet perforer les parois pectocellulosiques des cellules épidermiques et parenchymateuses des feuilles et métaboliser les pigments opaques aux électrons (cf. photo 5) (REISINGER *et al.*, 1978), rejetant dans le milieu une quantité notable de matière organique hydrosoluble qui s'insolubilisera pour une grande part dans les horizons minéraux sous-jacents. Quant aux vers anéciques ils semblent pouvoir utiliser directement une grande partie de l'azote de ces polyphénols — protéines d'origine végétale (RAFIDISON, 1982), provoquant ainsi leur disparition rapide et rejetant dans le sol des déjections organo-minérales bien structurées dans lesquelles on rencontre des agrégats bactériens (bactéries entourées de polysaccharides sur lesquels se sont adsorbés des minéraux phylliteux) (cf. photo 6).

A ces deux types d'intervention particulièrement efficace correspond la formation d'humus de type **mull** (caractérisé morphologiquement par une discontinuité brutale entre des feuilles entières et un horizon organominéral A_1 bien structuré) : mull à forte activité des vers de terre ou mull à forte activité des pourritures blanches. La présence et l'activité de ces deux types d'organismes sont liées directement ou indirectement aux caractéristiques de la roche-mère : si la feuille de hêtre tombe sur un sol qui présente une teneur élevée en argile, les vers de terre vont trouver dans ce milieu des conditions favorables à leur installation. Si la feuille tombe sur un milieu plus pauvre en éléments phylliteux, mais contenant suffisamment d'oxyhydroxydes pour que le milieu adsorbe une partie importante de la matière organique soluble qui percole des litières, il va se créer une certaine structure et des conditions pédoclimatiques favorables à l'installation des pourritures blanches (alternance de phases de sécheresse et d'humidité) vont régner dans l'humus. Enfin, si la feuille tombe sur un milieu très pauvre en éléments minéraux à forte surface spécifique (sable, grès), seuls les organismes adaptés à des conditions pédoclimatiques particulières (milieu humide ou froid), comme les Enchytraéides ou certains microarthropodes, vont fragmenter et ingérer les tissus foliaires. Ces organismes vont digérer les microorganismes qui ont envahi ces débris végétaux et rejeter les produits résiduels sous forme de boulettes fécales, dans lesquelles vont se concentrer, par éliminations successives, d'une façon relative, les pigments bruns non transformés. Il va alors y avoir accumulation (pendant quelques années, ou même plusieurs dizaines d'années) de ces boulettes fécales, à la base de la litière et dans les horizons organo-minéraux de surface, et constitution de couches caractérisant les humus de type **moder** et **mor** (humus présentant un passage continu feuilles entières-feuilles fragmentées-couches de boulettes fécales et horizons minéraux peu structurés).

Ces différents modes de fonctionnement des humus sont, bien sûr, schématiques, et l'existence simultanée, mais avec des niveaux d'activités différents, de vers de terre, de pourritures blanches et de microarthropodes reste fréquente dans une même station. Toutefois, ces fonctionnements biodynamiques s'opposent et aboutissent non seulement à la formation d'humus et de sols différents, mais à des niveaux de productivité végétale différents. C'est ce qu'ont montré des études réalisées dans les Vosges, dans le cadre d'une ATP du CNRS sur le fonctionnement des écosystèmes forestiers (DIAGNE, 1982). Dans une parcelle de la forêt de Darney (pluviométrie 900 mm, roche-mère constituée de grès à Voltzia recouvert de limons) sous une hêtraie de 100 ans, le Centre National de la Recherche Forestière de l'INRA a procédé à des apports minéraux : 700 kg/ha de CaO, 200 kg N_2, 150 kg P_2O_5 et 500 kg K_2O. Le sol initial était un sol brun ocreux, l'humus un moder épais. Dix ans après cet apport, on constate dans les parcelles traitées :

1) une transformation radicale du système racinaire, qui s'enfonce en profondeur ;

2) une modification importante des activités biologiques : à l'activité dominante des Enchytraéides et des microarthropodes de la parcelle initiale, succède une intense activité des vers de terre et des pourritures blanches dans la parcelle traitée ;

3) l'existence d'un humus de type mull, avec une augmentation très nette du taux de matière réactive (deux fois plus d'humine d'insolubilisation).

4) enfin, une augmentation de la production foliaire et de la production de bois, de l'ordre de 40 % par rapport à celles des parcelles témoins.

Ces résultats opposent donc deux voies d'utilisation d'un apport énergétique, provenant d'un même matériel végétal (cf. Fig. 4) :

— la première, présentant une longue période de stockage au niveau des litières, avec une production importante de matière organique soluble acide et agressive, qui provoque une **altération** intense des horizons minéraux (**podzolisation** par exemple).

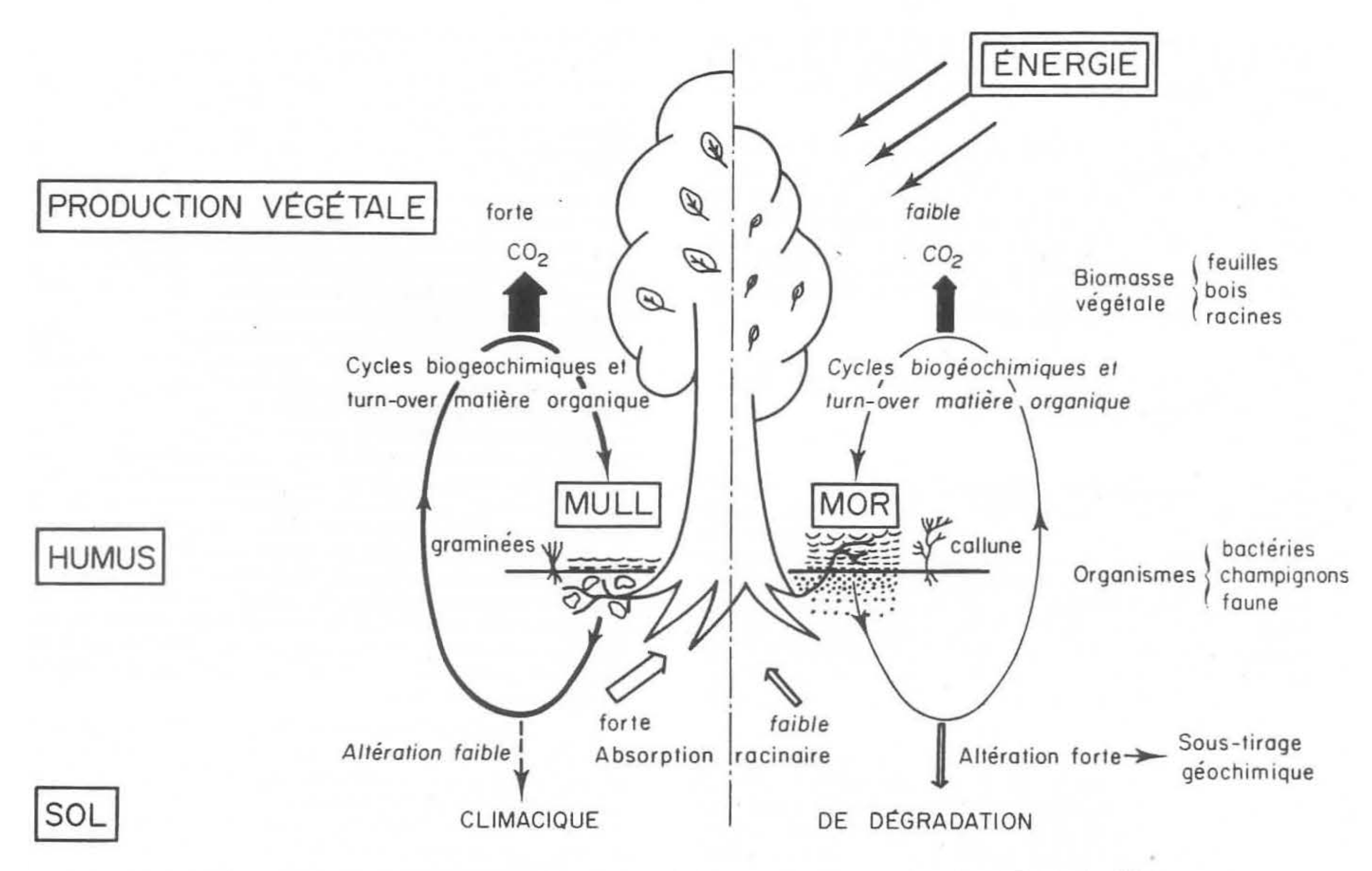


FIG. 4. — Représentation schématique du fonctionnement des écosystèmes forestiers à mull et à mor (TOUTAIN, 1981).

— la deuxième, caractérisée par un **recyclage** très rapide des éléments (C, N et éléments minéraux), l'élaboration d'un type de matière organique très réactive et d'une structure marquée, aboutissant à un fonctionnement du sol de type **sol brun**.

Les organismes du sol contribuent donc directement ou indirectement à activer les interactions organo-minérales. De ces interactions, et donc de l'activité biologique, dépendent la vitesse de renouvellement des différents compartiments de la matière organique du sol, l'évolution de la matière minérale et la productivité végétale.

CONCLUSION

Ces considérations s'appliquent de toute évidence aux écosystèmes naturels ; on pourrait donc croire, à première vue, qu'elles ne concernent en rien les écosystèmes artificiels, les cultures, qu'on désigne souvent par l'expression «agrosystèmes» : en fait il n'en est rien. Une mise en valeur durable et efficace du sol ne peut être faite sans une connaissance approfondie de son histoire : l'agronome, en effet, doit bien connaître les processus qui ont présidé à la pédogénèse, s'il désire sauvegarder les propriétés favorables que le sol a ainsi acquises, et éventuellement corriger les propriétés défavorables. Le simple apport d'engrais minéraux — trop souvent pratiqué — ne peut en aucun cas pallier la suppression du cycle biogéochimique forestier ; la structure en agrégats «construits» par l'activité biologique qui assure au sol une circulation de l'eau et de l'air optimale, doit à tout prix être préservée : ceci nécessite un choix judicieux du système de culture, un travail du sol adéquat, et enfin l'apport d'amendements organiques susceptibles de maintenir l'activité biologique et d'assurer le renouvellement des ciments humiques des agrégats.

En définitive, une bonne connaissance des équilibres sol-organismes - végétaux est indispensable au maintien de la productivité de l'ensemble des écosystèmes, qu'ils soient naturels ou artificiels.

BIBLIOGRAPHIE

BECKER (M.), LE TACON (F.), TIMBAL (J.), 1980. — Les plateaux calcaires de Lorraine. Ecole du GREF. Nancy, 216 p.

BIDAULT (M.), RAMEAU (J.C.), SCHMITT (A.), BRUCKERT (S.), GAIFFE (M.), 1980. — Catalogue des stations forestières de la vallée de l'Ognon, ONF, Besançon.

BRETHES (A.), 1984. — Catalogue des stations du Nord de la Haute Normandie. O.N.F. Rouen, 404 p.

DIAGNE (A.), 1982. — Effets d'une fertilisatiion minérale sur l'humification, les cycles biologiques et la productivité d'une hêtraie acidiphile sur grès de l'Est de la France. *Thèse Doct. Ing., Univ. Nancy I*, 72 p.

DUCHAUFOUR (Ph.), BONNEAU (M.), DEBAZAC (E.F.), PARDE (J.), 1961. — Type de forêt et aménagement : La Contrôlerie en Argonne. *Ann. Ec. Nat. Eaux Forêts,* **XVIII**, 1-45.

DUCHAUFOUR (Ph.), MILLISCHER (H.), 1954. —Étude des types de végétation dans une sapinière Vosgienne. *Rev. forest. fr.*, 160-178.

DUCHAUFOUR (Ph.), PARDE (J.), JACAMON (M.), DEBAZAC (E.F.), 1958. — Un exemple d'utilisation pratique de la

cartographie des stations : La forêt du Ban d'Etival (Vosges). *Rev. forest. fr.*, 597-630.

FAVARGER (G.), ROGER (P.A.), 1956. — Flore et végétation des Alpes. Delachaux et Niestlé Ed. 263 p.

JACAMON (M.), MORMICHE (A.), 1958. — Une étude pédologique et botanique en liaison avec celle des peuplements. *Rev. forest. fr.*

LUDI (W.), 1945. — Forschungsinst. Rübel Zurich, 77 p.

PALLMANN (H.), RICHARP (F.), BACH (R.), 1949. — C.R. X[e] Congrès I.U.F.R.O., 57-95.

PATERNOSTER (M.), 1981. — Colonisation par la végétation et pédogénèse initiale sur les moraines latérales du glacier d'Aletsch. *Thèse Doct. 3e cycle, Univ. Nancy I.* 102 p.

REISINGER (O.), TOUTAIN (F.), MANGENOT (F.), ARNOULD (M.F.), 1978. — *Can. J. Microbiol.*, **24**, 725-733.

SCHEFFER (F.), WELTE (E.), MEYER (B.), 1962. — *Z. Pflanzenernähr. Bodenkde*, **98** (1), 1-17.

SCHRODER (N.), ZAKOSEK (H.), 1981. — Mitteilungen Deutsche Bodenkundliche Gesellschaft. 631-638.

TOUTAIN (F.), 1974. — Étude écologique de l'humification dans les hêtraies acidiphiles. *Thèse Doct. État, Univ. Nancy I*, 122 p.

TOUTAIN (F.), 1981. — Les humus forestiers : Structures et modes de fonctionnement. *Rev. forest. fr.*, **XXXIII** (6), 449-477.

TOUTAIN (F.) et VEDY (J.C.), 1975. — Influences de la végétation sur l'humification et la pédogénèse en milieu acide et en climat tempéré. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **12** (1), 375-382.

WITTICH (W.), 1961. — *In* : Del Stickstoff. Verlage G. Stalling A.G., Oldenburg, 335-365.